

ISSN 0320-3557

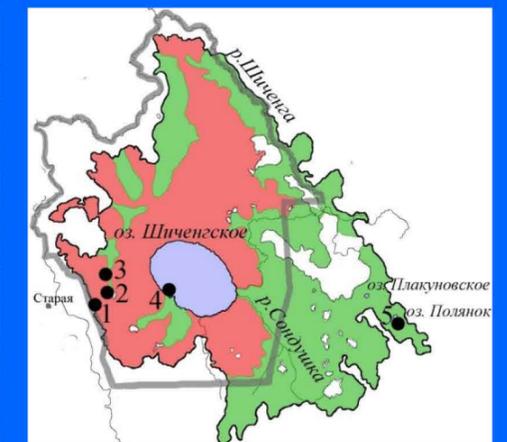
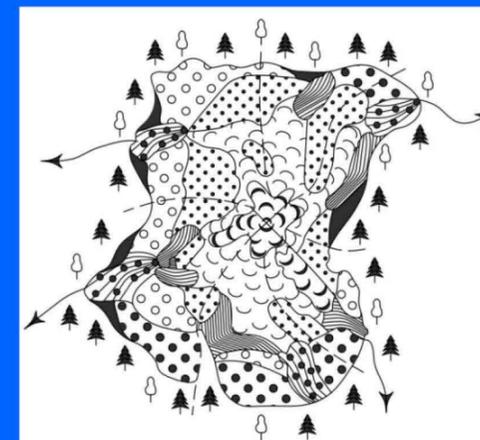
Российская академия наук

Труды Института биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина Российской академии наук
Выпуск 79 (82), 2017



<http://www.ibiw.ru>

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БОЛОТ



**ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМ. И.Д. ПАПАНИНА РАН



ТРУДЫ ИБВВ РАН

ВЫПУСК 79(82)

2017

ИЮЛЬ – СЕНТЯБРЬ

Выходят 4 раза в год

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БОЛОТ

Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – 2017. – Вып. 79(82).
Гидробиологические исследования болот. – 297 с.

О. В. Анисимова, Е. А. Афанасьев, Ю. А. Бобров, М. Я. Войтехов, Е. М. Волкова, Е. М. Воробьева, О. В. Галанина, Э. В. Гарин, О. Ю. Гидора, Д. Г. Груммо, Н. И. Ермолаева, Е. Н. Животова, С. А. Забелина, Н. А. Завьялов, В. Л. Зайцева, Д. В. Зацаринная, В. Зелалем, Н. А. Зеленкевич, И. Н. Зубов, О. Д. Ковалев, В. Б. Колесников, А. А. Котов, С. А. Кутенков, М. М. Леонов, Е. В. Лобуничева, А. О. Лукашук, Н. Н. Макарёнкова, Р. М. Манасыпов, Н. А. Мартыненко, В. Л. Миронов, П. Ю. Мокшин, О. Ю. Морева, Н. В. Неверова, А. Н. Неретина, А. С. Орлов, В. В. Панов, В. Н. Подшивалина, Л. М. Поздеева, Т. И. Пономарева, В. В. Попова, А. А. Пржиборо, А. А. Прокин, К. И. Прокина, Д. О. Садоков, А. С. Сажнев, С. Б. Селянина, О. Н. Скоробогатова, Е. И. Собко, О. В. Созинов, В. А. Столбов, Я. В. Стройнов, Д. Н. Судницына, К. В. Титова, М. В. Труфанова, И. С. Турбанов, Ю. Г. Удоденко, Д. А. Филиппов, А. В. Черевичко, А. В. Чупаков, А. А. Чупакова, И. А. Шадрин, Л. С. Широкова, Н. В. Шорина, О. Н. Ярыгина

В настоящем выпуске Трудов представлены материалы докладов полевого семинара с элементами научной школы «Гидробиологические исследования болот» (ИБВВ РАН, 7–10 сентября 2017 г.). В опубликованных статьях нашли отражение подходы к решению целого спектра вопросов, стоящих перед гидробиологией болот. Особое внимание уделено биоразнообразию, составу, структуре, динамике и функционированию экосистем разнотипных болотных водоёмов и водотоков (озёра, озёрки, ручьи и реки, топи, мочажины, межкочья, канавы, карьеры и др.). Анализируются структурные компоненты (болотные воды и грунты, бактериопланктон и вириопланктон, фитопланктон, зоопланктон, зообентос и зоофитос, макрофиты, протисты, водные позвоночные) болотных водных объектов, их роль и значение в функционировании водно-болотных экосистем. Исследования имеют значительный географический охват: Европейская часть России, Западная и Восточная Сибирь, Беларусь, а также Судан, Эфиопия, Кения, Таиланд и Чили.

Издание рассчитано на гидробиологов, экологов, болотоведов, ботаников, альгологов, микробиологов, протистологов, энтомологов и специалистов в области изучения и охраны водно-болотных экосистем, а также аспирантов и студентов биологических, экологических и других естественнонаучных специальностей.

Ответственные редакторы выпуска

к.б.н. А. А. Прокин
к.б.н. Д. А. Филиппов

Рецензенты

д.б.н. О. Л. Кузнецов – Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Россия
д.б.н., проф. К. В. Макаров – Московский педагогический государственный университет, Россия
д.б.н. А. П. Мильников – Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Россия
д.б.н. А. А. Сирин – Институт лесоведения Российской академии наук, Россия
д.б.н., член-корр. РАН Д. Д. Соколов – Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Россия

Редакционная коллегия Трудов ИБВВ РАН

С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения
В. К. Голованов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам
В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам
А. А. Протасов, д.б.н., проф., ИГБ НАНУ, Киев, Украина
К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария
В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-корр. НАНБ, НППЦ НАН по биоресурсам Минск, Беларусь

Печатается по решению Учёного совета ИБВВ РАН

Издание осуществлено при финансовой поддержке Центра по сохранению и восстановлению болотных экосистем Института лесоведения Российской академии наук

*Адрес редакции: 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.yaroslavl.ru*

<i>Е. В. Лобуничева, Д. А. Филиппов</i> ЗООПЛАНКТОН ВНУТРИБОЛОТНЫХ ПЕРВИЧНЫХ ОЗЁР ШИЧЕНГСКОГО БОЛОТА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)	95
<i>А. О. Лукашук</i> ВОДНЫЕ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (HEMIPTERA: HETEROPTERA) ВОДОЁМОВ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ БЕРЕЗИНСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА	101
<i>Н. Н. Макарёнкова, Д. А. Филиппов</i> О ВОДОРОСЛЯХ БОЛОТА В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ ИЛЕЗЫ (ТАРНОГСКИЙ РАЙОН, ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)	105
<i>Н. А. Мартыненко</i> КОЛЛЕКЦИЯ КУЛЬТУР ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ БОЛОТ ПЕРМСКОГО КРАЯ	110
<i>В. Л. Миронов</i> ОБ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ВЕГЕТАЦИИ <i>SPHAGNUM MAJUS</i> В БОЛОТНЫХ ТОПЯХ КАРЕЛИИ	115
<i>П. Ю. Мокшин, Е. Н. Животова, А. В. Черевичко</i> ЗООПЛАНКТОН БОЛОТНЫХ ВОДОЁМОВ В ОСЕННЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД	119
<i>А. Н. Неретина, В. Зелалем, А. А. Котов</i> РОД <i>NOTOALONA RAJAPAKSA ET FERNANDO</i> , 1987 (CHYDORIDAE: ALONINAE) В ТРОПИЧЕСКИХ ЗАБОЛОЧЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ, С ОСОБЫМ ВНИМАНИЕМ К АФРИКЕ	126
<i>В. В. Панов</i> О РАЗДЕЛЕНИИ ПОНЯТИЙ «БОЛОТО», «БОЛОТО – ВОДНЫЙ ОБЪЕКТ» И «БОЛОТНЫЙ ВОДНЫЙ ОБЪЕКТ»	130
<i>В. Н. Подшивалина</i> ЗООПЛАНКТОН БОЛОТНЫХ ОЗЁР НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ	141
<i>А. А. Пржиборо</i> РЕОФИЛЬНЫЕ ПО ПРОИСХОЖДЕНИЮ ДВУКРЫЛЫЕ (INSECTA: DIPTERA) – НЕОБЫЧНЫЕ КОМПОНЕНТЫ СООБЩЕСТВ СФАГНОВЫХ БОЛОТ ЮГА ЧИЛИ	147
<i>А. А. Прокин</i> ВОДНЫЕ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ТЕРРАСНЫХ И ВОДРАЗДЕЛЬНЫХ БОЛОТ СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ	157
<i>К. И. Прокина, Д. А. Филиппов</i> МАТЕРИАЛЫ О СВОБОДНОЖИВУЩИХ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦАХ БОЛОТ СЕВЕРНОЙ И ЮЖНОЙ ОСЕТИИ	177
<i>Д. О. Садоков, Д. А. Филиппов</i> О ЗАРАСТАНИИ БОЛОТНЫХ ОЗЁР ДАРВИНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА	183
<i>А. С. Сажнев</i> МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ И ЭКОЛОГИИ ВОДНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (INSECTA: COLEOPTERA) БОБРОВЫХ ПРУДОВ МАЛЫХ ВОДОТОКОВ РДЕЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА В ПРЕДЕЛАХ ПОЛИСТОВО-ЛОВАТСКОЙ БОЛОТНОЙ СИСТЕМЫ (НОВГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)	189

О ЗАРАСТАНИИ БОЛОТНЫХ ОЗЁР ДАРВИНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

Д. О. Садоков¹, Д. А. Филиппов²

¹Дарвинский государственный природный биосферный заповедник
162606 г. Череповец, Вологодская обл., проспект Победы, д. 6, e-mail: baybaytuy@gmail.com

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: philippov_d@mail.ru

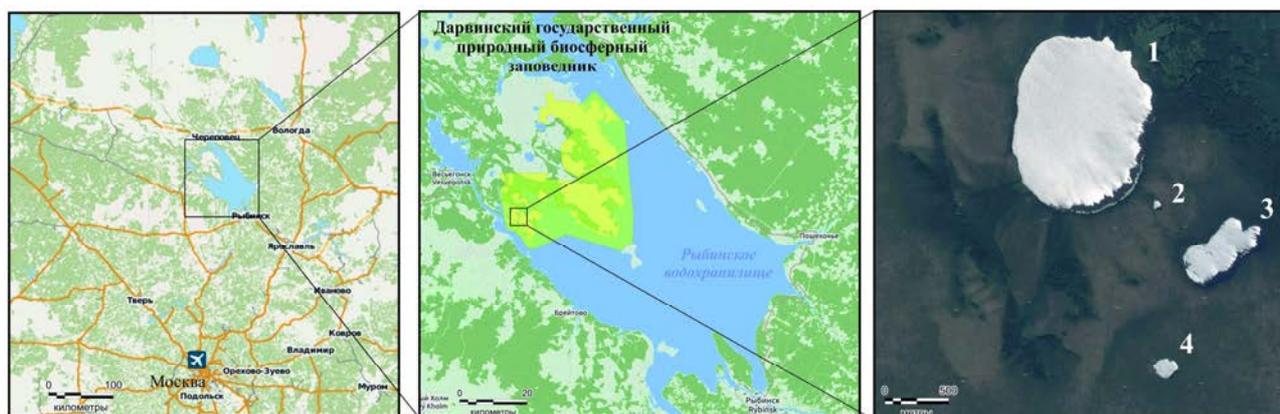
Исследования выполнены в 2016 г. на четырёх внутриболотных озёрах (Хотавец, Змеиное, Дубровское, Мотыкино) Дарвинского заповедника (Вологодская область). Флора болотных озёр насчитывает 36 видов макрофитов (Rhodophyta – 1, Bryophyta – 5, Equisetophyta и Polypodiophyta – по 1, Magnoliophyta – 28). Во флоре отдельных озёр отмечено от 9 до 23 видов. Для болотных озёр характерно 1) низкое общее видовое богатство; 2) значительное участие типично болотных, а не водных макрофитов; 3) малое количество общих видов для группы изученных озёр; 4) преобладание, как правило, маловидовых сообществ (среди ценозообразователей выделяется всего несколько видов, в особенности, *Nuphar lutea* (L.) Smith); 5) слабая степень зарастания (как правило, от 1–3 до 5–7% акватории); 6) влияние на зарастание прилегающих болот и их относительных размеров, а также гидрохимического режима и морфометрии озёр. Впервые для флоры Дарвинского государственного заповедника указываются *Batrahospermum turfosum* Vory (оз. Дубровское) и *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (сплавина на оз. Хотавец).

Ключевые слова: болотные озёра, макрофиты, флора, растительность, зарастание озёр, Красная книга, Вологодская область.

ВВЕДЕНИЕ

Дарвинский заповедник был образован в 1945 г. с целью сохранения уникальных природных комплексов Молого-Шекснинского междуречья и изучения изменений природы, происходящих под влиянием, созданного в 1941–1947 гг., Рыбинского водохранилища. Заповедник имеет площадь 1126 км² (671 км² – суша, 455 км² – акватория водохранилища) и значительная часть его территории покрыта болотами или заболочена [Кузнецов и др., 2006 (Kuznetsov et al., 2006)]. Болота заповедника находятся на разных стадиях своего развития, но преобладают олиготрофные облесённые сосной пушицево-сфагновые и кустарничково-сфагновые магелланикум типа. Для верховых болот заповедника характерны внутриболотные озёра. Последних на территории заповедника насчитывается более двух десятков. Они силь-

но различаются по площади [от 0.005 км² до 6.7 (оз. Искрецкое) и 6.8 км² (оз. Мороцкое)], морфометрии, глубине и т.п. По всей видимости, все озёра имеют первичное происхождение, то есть представляют собой остаточные (после отступления покровного Валдайского ледника) водоёмы. Внутриболотные озёра и болота являются сопряжёнными системами. Например, гидрохимический состав озёрных вод во многом определяется именно ацидифицирующей ролью окружающих их болот [Комов, Степанова, 1994 (Kotov, Stepanova, 1994)]. Оказывают ли болота влияние на растительный покров болотных озёр? Ответу на данный вопрос посвящена настоящая статья, основное внимание в которой уделено флоре и особенностям зарастания нескольких болотных озёр и сравнению последних с зоной временного затопления.



Район исследований и изученные болотные озёра (1 – Хотавец, 2 – Змеиное, 3 – Дубровское, 4 – Мотыкино).

Survey area and studied intramire lakes (1 – Khotavets, 2 – Zmeinoe, 3 – Dubrovskoe, 4 – Motykiino).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились в августе 2016 г. маршрутно-ключевым методом, с предварительным дешифрированием данных дистанционного зондирования местности. Был изучен растительный покров (флора, растительность, особенности зарастания) четырёх внутриболотных озёр (болото «Большой мох») (см. рисунок), расположенных в юго-западной части Дарвинского заповедника (близ центральной усадьбы, д. Борок):

1) Хотавец (1.228 км², нейтральное (рН=6.29), эвтрофное, полигуозное);

2) Змеиное (0.003 км², кислотное (рН=4.25), мезотрофное, полигуозное);

3) Дубровское (0.196 км², кислотное (рН=4.43), дистрофное, ультраполигуозное);

4) Мотыкино (0.021 км², кислотное (рН=4.25), олиготрофное, мезогуозное).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Флора болотных озёр. Ниже приведён список видов, обнаруженных на болотных озёрах Дарвинского заповедника. Виды сгруппированы по семействам, семейства приведены в алфавитном порядке. Для каждого вида указана экологическая группа [Папченков, 2001 (Parchenkov, 2001)] (I – гидрофиты, II – гелофиты, III – гигрогелофиты, IV – гигрофиты, V – гигромезофиты) и встречаемость в конкретных озёрах (Д – Дубровское; З – Змеиное; М – Мотыкино; Х – Хотавец). Латинские названия сосудистых растений даны по сводке [Цвелёв, 2000 (Tzvelev, 2000)]. Звёздочкой (*) помечены охраняемые в Вологодской области виды [Постановление..., 2015 (Resolution..., 2015)].

Криптогамные макрофиты

Batrachospermaceae: **Batrachospermum turfosum* Bory – I, Д.

Calliergonaceae: *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske – II, З, Д.

Sphagnaceae: *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. – II, З, Д; *S. fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr. – III, X, З, Д; *S. riparium* Aongstr. – III, Д, М; *S. squarrosum* Crome – III, Д.

Сосудистые макрофиты

Ariaceae: *Cicuta virosa* L. – III, X; *Thyselinum palustre* (L.) Rafin. – IV, X.

Araceae: *Calla palustris* L. – III, X, Д.

Asteraceae: *Bidens tripartita* L. – IV, X.

Cyperaceae: *Carex acuta* L. – III, X; *C. lasiocarpa* Ehrh. – III, X, З, М; *C. paupercula* Michx. (*C. irrigua* (Wahlenb.) Hiit.) – III, З, Д, М; *C. rostrata* Stokes – III, X, Д, М; *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. – III, Д; **Rhynchospora alba* (L.) Vahl – III, З.

Equisetaceae: *Equisetum fluviatile* L. – II, X.

Ericaceae: *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench – IV, X, З, Д, М; *Ledum palustre* L. – V, Д; *Oxycoccus palustris* Pers. – V, З, М.

Гидрохимический режим болотных озёр Дарвинского заповедника описан ранее [Комов, Степанова, 1994 (Komov, Stepanova, 1994)].

В работе придерживались ранее разработанной методики гидробиологических исследований болотных водоёмов [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)].

Для обсуждения использованы ботанические материалы, полученные Д.О. Садоковым и Н.Д. Немцевой в 2014–2016 гг. в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища, а также опубликованные ранее сведения по данной территории [Кутова, 1957, 1971 и др. (Kutova, 1957, 1971 et al.); Кутова, Немцева, 1980 (Kutova, Nemtseva, 1980); Немцева С., Немцева Н., 1987 (Nemtseva, Nemtseva, 1987); Немцева, 1996 (Nemtseva, 1996); Немцева, Садоков, 2015 (Nemtseva, Sadokov, 2015) др.].

Lamiaceae: *Lycopus europaeus* L. – IV, X; *Scutellaria galericulata* L. – IV, X.

Menyanthaceae: *Menyanthes trifoliata* L. – III, X, З.

Nymphaeaceae: *Nuphar lutea* (L.) Smith – I, X, Д, М.

Poaceae: *Agrostis stolonifera* L. – III, X; *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth – IV, X; *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. – II, X.

Polygonaceae: *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray – I, Д.

Primulaceae: *Lysimachia vulgaris* L. – IV, X; *Naumburgia thyrsoiflora* (L.) Reichb. – III, М.

Rhamnaceae: *Frangula alnus* Mill. – V, X.

Rosaceae: *Comarum palustre* L. – III, X, М.

Rubiaceae: *Galium palustre* L. – IV, X.

Scheuchzeriaceae: *Scheuchzeria palustris* L. – IV, З.

Thelypteridaceae: *Thelypteris palustris* Schott – III, X.

Typhaceae: *Typha latifolia* L. – II, X, Д.

Всего было обнаружено 36 видов макрофитов, из которых красных водорослей (Rhodophyta) – 1, мохообразных (Bryophyta) – 5, хвощевидных (Equisetophyta) и папоротникообразных (Polypodiophyta) – по 1, покрытосеменных (Magnoliophyta) – 28 (двудольных больше однодольных: 16 и 12 соответственно). Интересно, что во флоре изученных озёр отсутствуют целый ряд типичных водных растений (рдестовые, рясковые). Это можно объяснить, прежде всего, гидрохимическим режимом данных водоёмов и значительным влиянием прилегающих болот на их растительный покров. Данная особенность характерна и для многих других болотных озёр европейского Севера [Филиппов, 2014а, 2014б, 2015 (Philippov, 2014a, 2014b, 2015)].

Исследования позволили выявить во флоре болотных озёр два охраняемых в Вологодской области вида: *Batrachospermum turfosum* (включён в региональную Красную

книгу [Постановление..., 2015 (Resolution..., 2015)] со статусом 3/LC) и *Rhynchospora alba* (3/NT). Также на берегу оз. Хотавец (58°33'52" с.ш., 37°35'37" в.д.; травяно-сфагновая приозёрная сплавина) обнаружена охраняемая орхидея *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (2/VU), что следует рассматривать в качестве первого указания и первой находки данного вида как для Дарвинского заповедника, так и Череповецкого муниципального района.

Во флоре отдельных озёр отмечено от 9 до 23 видов. Чем больше влияние болота, тем больше участие криптогамных макрофитов в растительном покрове (например, в оз. Змеиное 3 вида из 10, а в оз. Дубровское 6 из 15).

Зарастание озёр. Рассмотрим зарастание изученных болотных озёр более детально.

Оз. Хотавец отличается от остальных анализируемых озёр крупными размерами, что обуславливает неоднородность рисунка береговой линии и большее разнообразие прибрежно-водных макрофитов (23 вида). Озеро окружено болотами разных типов: с запада и востока – олиготрофным болотом разной степени облесённости, с юга – мезотрофным облесённым и открытым (сплавина) болотом, с севера – перемежаются естественные мезоолиготрофные болотные участки с облесёнными, подвергшимися мелиорации. В целом, растительностью занята небольшая часть водного зеркала (степень зарастания до 5–7%). Центральная часть водоёма остаётся свободной от макрофитов, что обусловлено, вероятно, большой глубиной озёра и торфянистыми грунтами, не позволяющими растениям успешно закрепляться. Вдоль берега в виде пояса или на некотором удалении от него сформированы различной степени разреженности монодоминантные кубышковые заросли (от 20 до 400 м² и проективным покрытием до 80–90%, а максимальный размер пояса зафиксирован в юго-восточной части составлял 15×120 м). Значительная часть флоры была встречена в малом обилии в очень узкой (0.3–0.5 м) полосе и «бровке» вдоль уреза воды. Лишь *Phragmites australis* и *Typha latifolia* отмечены небольшими отдельными моновидовыми пятнами в микрозаливах озера.

Оз. Змеиное располагается в 150 м от оз. Хотавец, имеет наименьшую площадь из всех изученных озёр. По всему периметру озера подходит верховое болото и сформирована сплавина. По урезу воды (на глубине –5...+25 см) нами были описаны вытянутые вдоль берега вахтово-осоково-сфагновые сообщества, где преобладали *Carex paupercula*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum cuspidatum*, а также в меньшем обилии зафиксированы *Sphagnum*

fallax, *Scheuchzeria palustris* и *Oxycoccus palustris*. Сфагновые мхи в таких условиях часто формируют водные формы. Сплавинообразованию способствуют глубоководность водоёма, резко нарастающие глубины и торфяные и торфяно-илистые грунты. Эти же факторы лимитируют развитие собственно водной растительности. Озеро имеет крайне бедный состав (10 видов, большая часть которых – болотные, а не водные растения), и степень зарастания можно оценить не более 1%.

Оз. Дубровское располагается в 0.4 км к юго-востоку от оз. Змеиное, окружено лесным сосново-кустарничковым верховым болотом. Было обнаружено 15 видов макрофитов, а степень зарастания не превышает 5%. Как и на оз. Хотавец, в данном водоёме встречаются монодоминантные заросли кубышки жёлтой на некотором отдалении от берега (до 200 м² и проективным покрытием до 75%). Описаны также небольшие сплавины со *Sphagnum riparium*, *Carex rostrata*, *C. paupercula*. Важной находкой следует считать *Batrachospermum turfosum*, который был встречен на погружённых в воду веточках хамедафны {в этих же условиях вид встречается и в других типах болотных водоёмов [Чемерис, Филиппов, 2010 (Chemeris, Philippov, 2010)]}. Как правило, болотные озёра имеют относительно стабильный уровень воды и поэтому было крайне неожиданно встретить близ северо-западного берега частично пересыхающее мелководье. В результате понижения уровня воды в озере произошло обнажение торфянистых и вязких илистых грунтов. Эти мелководья оказались полезны для целого спектра растений разных экологических групп: гидрофиты (*Nuphar lutea*, наземная форма), гигрогелофиты (*Calla palustris*, *C. paupercula*, *C. rostrata*), гигрофиты (*Chamaedaphne calyculata*), гигромезофиты (*Ledum palustre*). Интересным было встретить на протяжении всей прибрежной отмели сфагновые сообщества (*Sphagnum cuspidatum* с проективным покрытием до 90%, в примеси *S. fallax*) с участием *Nuphar lutea* (!) и *Carex rostrata*.

Оз. Мотыкино располагается в 0.6 км южнее оз. Дубровское. Зарастание не более 1–2%. Характерны сплавины по всему периметру. Их формированию способствуют илистые и торфяно-илистые грунты, а также то, что глубины от уреза воды сразу превышают 1.2–1.4 м. Собственно водная растительность представлена кубышковыми монофитоценозами («пятна» по 30–35 м² с проективным покрытием до 60%) в небольших заливах озера или близ зоны контакта воды и берега. Озеро не отличается особым видовым богатством (9 видов).

В целом, на внутриболотных озёрах заповедника отмечено относительно не много видов, для которых оптимумом индивидуального развития выступает полная или частичная погружённость в водную среду; наблюдается значительное количество видов, отмеченных в экотоне «вода–суша». Несмотря на довольно четкую границу болота на берегу озёр, определённую урезом воды, некоторые виды олиготрофных (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*) и евтрофных (*Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*) болот неоднократно отмечались произрастающими прямо в воде, даже на удалении 1 м от берега, при этом их биоморфы не отличались от наземных экземпляров. Таким образом, экотонная зона даёт возможность целому ряду болотных растений адаптироваться к более обводнённым (по сравнению с болотом) условиям болотных озёр.

Сравнение болотных озёр с зоной временного зарастания водохранилища. Из четырёх изученных озер определённую степень подобия с зоной временного затопления имеет лишь флора илистой отмели оз. Дубровское. Подобные различия обусловлены особенностями гидрологического режима сравниваемых водных объектов. Во внутриболотных озёрах не происходит таких резких колебаний уровня воды, как в водохранилище, поэтому положение уреза воды сохраняется там относительно неизменным в течение многих лет, определяя и ограничивая участки развития водной и околоводной растительности. Учитывая этот факт, можно сказать, что зафиксированное авторами относительно небольшое количество видов-гигрофитов указывает на их постоянное присутствие на этих участках, и приуроченность конкретно к данным устоявшимся условиям местообитаний. В зоне временного затопления Рыбинского водохранилища, напротив, в разные годы обводнённость литорали существенно меняется и развитие макрофитов происходит разными темпами и на разных глубинах, что обуславливает наложение и замещение одних фитоценозов другими в достаточно быстром темпе. Подобные флуктуации и сезонные сукцессии могут наблюдаться в течение одного–двух лет. Так, если в полноводный год на участке с глубиной 40–50 см развиваются гелофи-

ты, то при наступлении маловодного года тот же самый участок может оказаться занятым гигрофитами или даже гигромезофитами. Примером таких смен могут служить наши наблюдения в проливе острова Демидиха [Немцева, Садоков, 2015 (Nemtseva, Sadokov, 2015)].

На зарастании сравниваемых двух типов водных объектов сказываются и другие экологические факторы. Для зоны временного затопления на первое место, вероятно, выходит искусственная зарегулированность уровня воды в водохранилище, от которой зависит и общая обводнённость литорали. Вторым важным фактором является степень защищённости биотопа от воздействия волн и ветра (макрофиты лучше всего развиваются в небольших заливах и углублениях береговой линии). Также свой вклад вносит характер береговой линии (её уклон, грунты, состав растительности на коренном берегу). Дальнейшее развитие определяется биотическими факторами (конкурентными отношениями между сообществами и внутри них).

В свою очередь, во внутриболотных озёрах приоритеты воздействия экологических факторов смещены. На первое место можно поставить одновременно уклон дна у берега и наличие заливов в береговой линии, которые обуславливают зарастание водоёма со стороны болота. Далее среди факторов следует характер болотной растительности, развитой на берегу озера. Также на характер зарастания болотных озёр накладывают отпечаток физико-химические свойства воды (прежде всего низкие значения рН, минерализации и т.п.).

Обращает на себя внимание, что в зоне временного затопления практически полностью отсутствуют виды растительности коренного берега (зоны подтопления и зоны воздействия Рыбинского водохранилища, для которой характерен повышенный уровень грунтовых вод), в отличие от растительности внутриболотных озер, где большая часть видов – представители близлежащих лесных и болотных растительных группировок. В целом, зарастание внутриболотных озёр и зоны временного затопления кардинально различается. В отличие от болотных озёр, зону временного затопления следует считать гораздо более открытой геосистемой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом исследования зарастания внутриболотных озёр Дарвинского заповедника подтвердили часть ранее высказанных нами положений [Филиппов, 2014б (Philippov, 2014b)] и позволили их уточнить. Для болотных озёр характерно 1) низкое общее видовое

богатство; 2) значительное участие типично болотных, а не водных макрофитов (при увеличении влияния болот на озёра повышается доля криптогамных растений); 3) малое количество общих видов; 4) преобладание, как правило, маловидовых сообществ (среди ценозообразо-

вателей выделяется всего несколько видов, в особенности, кубышка жёлтая); 5) слабая степень зарастания (как правило, от 1–3 до 5–7% акватории); б) влияние на зарастание, прежде всего, относительных пропорций размеров во-

доёма по сравнению с общей площадью болота, а также гидрохимического режима и морфометрии (глубина, наличие заливов) данных водных объектов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 16-04-00290а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Комов В.Т., Степанова И.К. Гидрохимическая характеристика озёр Дарвинского заповедника // Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. 1994. Вып. 70(73). Структура и функционирование экосистем кислых озёр. С. 31–42.
- Кузнецов А.В., Зеленецкий Н.М., Рыбникова И.А., Немцева Н.Д., Калущкова Н.Н. Очерк природных условий Дарвинского заповедника // Тр. Дарвинского гос. природного биосферного заповедника. Вып. 16. Череповец, 2006. С. 5–21.
- Кутова Т.Н. Растительность Изможевского залива Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского гос. заповедника. Вып. 10. Материалы по изучению природных ресурсов Молого-Шекснинской низины. Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1971. С. 170–190 + 2 л. вкл.
- Кутова Т.Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского гос. заповедника. Вып. 4. Вологда, 1957. С. 403–466.
- Кутова Т.Н., Немцева С.Ф. Сукцессии растительных сообществ в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1980. № 47. С. 15–20.
- Немцева Н.Д. Флора болот Дарвинского государственного заповедника. 1. Флора сосудистых растений // Флора и растительность Тверской области. Тверь, 1996. С. 69–81.
- Немцева Н.Д., Садоков Д.О. К вопросу о динамике растительности зоны временного затопления острова Демидиха в 2014–2015 гг. // Труды Дарвинского гос. природного биосферного заповедника. Вып. 17. Череповец: Печатный Дом «ЧПК», 2015. С. 143–156.
- Немцева С.Ф., Немцева Н.Д. Сосудистые растения Дарвинского заповедника (оперативно-информационный материал). М., 1987. 52 с.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Средней Волги. Ярославль: Изд-во ЦМП МУБиНТ, 2001. 213 с.
- Постановление Правительства Вологодской области № 125 от 24.02.2015 «Об утверждении перечня (списка) редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений и грибов, занесённых в Красную книгу Вологодской области».
- Филиппов Д.А. Гидрохимическая характеристика внутриболотных водоёмов (на примере Шиченгского верхнего болота, Вологодская область) // Вода: химия и экология. 2014а. № 7(73). С. 10–17.
- Филиппов Д.А. О зарастании внутриболотных озёр Архангельской и Вологодской областей // XXI Всероссийская молодёжная науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии» (посвящ. 70-летию А.И. Таскаева): Материалы докл. 7–11 апреля 2014 г. Сыктывкар, Респ. Коми, Россия. Сыктывкар, 2014б. С. 91–95.
- Филиппов Д.А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015. Т. 9, № 4. С. 86–117.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
- Чемерис Е.В., Филиппов Д.А. *Batrachospermum turfosum* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) в водоёмах верховых болот Вологодской области // Вестник Санкт-Петербургского ун-та. Сер. 3. Биология. 2010. Вып. 3. С. 49–53.

REFERENCES

- Chemeris E.V., Philippov D.A. 2010. *Batrachospermum turfosum* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) v vodoyomakh verkhovykh bolot Vologodskoj oblasti [*Batrachospermum turfosum* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) in waterbodies of raised bogs of the Vologda Region] // Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3. Biologiya. Vyp. 3. S. 49–53. [In Russian]
- Komov V.T., Stepanova I.K. 1994. Gidrokhimicheskaya kharakteristika ozyor Darvinskogo zapovednika [Hydrochemical characteristics of lakes of Darvinskiy Reserve] // Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod RAN. Vol. 70(73). Structura i funktsionirovanie ekosistem atsidnykh ozyor. S. 31–42. [In Russian]
- Kutova T.N. 1957. Ekologicheskaya kharakteristika rastenij zony vremennogo zatopleniya Rybinskogo vodokhranilishcha [Ecological characteristics of plants in the zone of temporary flooding of Rybinsk reservoir] // Trudy Darvinskogo gos. zapovednika. Vyp. 4. Vologda. S. 403–466. [In Russian]

- Kutova T.N. 1971. Rastitel'nost' Izmozhevskogo zaliva Rybinskogo vodokhranilisha [Vegetation of Izmozhevskiy bay of Rybinsk reservoir] // Trudy Darvinskogo gos. zapovednika. Vyp. 10. Materialy po izucheniyu prirodnykh resursov Mologo-Sheksninskoy niziny. Vologda. S. 170–190. [In Russian]
- Kutova T.N., Nemtseva S.F. 1980. Suktsessii rastitel'nykh soobshchestv v zone vremennogo zatopleniya Rybinskogo vodokhranilisha [Succession of plant communities in the zone of temporary flooding of Rybinsk reservoir] // Biologiya vnutrennikh vod. Informatsionnaya byulleten'. № 47. S. 15–20. [In Russian]
- Kuznetsov A.V., Zelenetskiy N.M., Rybnikova I.A., Nemtseva N.D., Kalutskova N.N. 2006. Ocherk prirodnykh uslovij Darvinskogo zapovednika [Essay on the natural conditions of the Darvinskiy Reserve] // Trudy Darvinskogo gos. prirodnogo biosfernogo zapovednika. Vyp. 16. Cherepovets. S. 5–21. [In Russian]
- Nemtseva N.D. 1996. Flora bolot Darvinskogo gosudarstvennogo zapovednika. 1. Flora sosudistyykh rastenij [Flora of Darvinskiy State Reserve mires. 1. Flora of vascular plants] // Flora i rastitel'nost' Tverskoj oblasti. Tver'. S. 69–81. [In Russian]
- Nemtseva N.D., Sadokov D.O. 2015. K voprosu o dinamike rastitel'nosti zony vremennogo zatopleniya ostrova Demidikha v 2014–2015 gg. [On the issue of vegetation dynamics in the zone of temporary flooding of Demidikha island in 2014–2015] // Trudy Darvinskogo gos. prirodnogo biosfernogo zapovednika. Vyp. 17. Cherepovets. S. 143–156. [In Russian]
- Nemtseva S.F., Nemtseva N.D. 1987. Sosudistye rasteniya Darvinskogo zapovednika (operativno-informatsionnyj material) [Vascular plants of Darvinskiy Reserve (operational-information material)]. Moskva. 52 s. [In Russian]
- Papchenkov V.G. 2001. Pastitel'nyj pokrov vodoyomov i vodotokov Srednej Volgi [Vegetation cover of water bodies and watercourses of the Middle Volga region]. Yaroslavl': Izd-vo TsMP MUBiNT. 213 s. [In Russian]
- Philippov D.A. 2014a. Gidrokhimicheskaya kharakteristika vnutribolotnykh vodoyomov (na primere Shichenskogo verkhovogo bolota, Vologodskaya oblast') [Hydrochemical characteristics of mire water tracks (by the example of Shichenskoe raised bog, Vologda Region)] // Voda: khimiya i ekologiya. № 7(73). S. 10–17. [In Russian]
- Philippov D.A. 2014b. O zarastanii vnutribolotnykh ozyor Arkhangel'skoj i Vologodskoj oblastej [On overgrowing of intramire lakes in Arkhangel'sk and Vologda Reions] // XXI Vserossijskaya molodyozhnaya nauchnaya konf. "Aktual'nye problem biologii i ekologii" (posvyaschyonnoj 70-letiyu A.I. Taskaeva): Materialy dokladov. 7–11 aprelya 2014 g. Syktyvkar, Respublika Komi, Rossiya. Syktyvkar. S. 91–95. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015. Flora Shichenskogo vodno-bolotnogo ugod'ya (Vologodskaya oblast') [Flora of wetland "Shichenskoe" (Vologda Region, Russia)] // Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy. Vol. 9, № 4. S. 86–117. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Postanovlenie Pravitel'stva Vologodskoj oblasti № 125 ot 24.02.2015 «Ob utverzhdenii perechnya (spiska) redkikh i ischezayuschikh vidov (vnutrividovikh taksonov) rastenij i gribov, zanesyonnykh v Krasnuyu knigu Vologodskoj oblasti» [Resolution of the Government of the Vologda Region from 24.02.2015 № 125 «On approval of list of rare and endangered species (intraspecific taxa) plants and fungi, which feature in the Red Data Book of the Vologda Region»] 2015. [In Russian]
- Tzvelev N.N. 2000. Opredelitel' sosudistyykh rastenij Severo-Zapadnoj Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti) [Manual of the vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod provinces)]. Sankt-Peterburg: Izd-vo SPKhFA. 781 s. [In Russian]

ON OVERGROWING OF MIRE LAKES IN DARWINSKIY STATE RESERVE

D. O. Sadokov¹, D. A. Philippov²

¹*Darvinskiy State Nature Biospheric Reserve*

Cherepovets, 162606, Russia, e-mail: baybaytuy@gmail.com

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences*

Borok, 152742, Russia, e-mail: philippov_d@mail.ru

The study was conducted in 2016 on the four intramire lakes (Khotavets, Zmeinoe, Dubrovskoe, Motykino) in the Darvinskiy State Reserve (Vologda Region). The estimated macrophyte flora of the lakes is 36 species (Rhodophyta – 1, Bryophyta – 5, Equisetophyta – 1, Polypodiophyta – 1, and Magnoliophyta – 28, with the 16 dicotyledons and 12 monocotyledons. The flora of individual lakes included from 9 to 23 species. The following features were typical of the studied lakes: (1) low total species richness; (2) dominance of typical mire macrophytes; (3) small amount of species common for all study lakes; (4) prevalence of communities with a low species number (only a few species played a role of a coenosis-forming ones, especially *Nuphar lutea* (L.) Smith); (5) low degree of overgrowing (as a rule, from 1–3 to 5–7% of water area); (6) overgrowing is influenced by the adjoining mires and their sizes, as well as the hydrochemical regimes and morphometric characteristics of the lakes. The following species are indicated for the Darvinskiy State Reserve for the first time: *Batrachospermum turfosum* Bory (Lake Dubrovskoe) and *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (floating mire, Lake Khotavets).

Keywords: mire lakes, macrophytes, flora, vegetation, overgrowing of lakes, Red Data Book, Vologda Region